植物叶片光合作用的气孔与非气孔限制研究综述①

高冠龙[1]， 冯 起[2]， 张小由[2]， 司建华[2]， 鱼腾飞[2]
（1. 山西大学，山西 太原 030006；2. 中国科学院西北生态环境资源研究院，甘肃 兰州 730000）

摘 要： 外界胁迫条件对植物生长和代谢的影响是多方面的，其中对光合作用的影响尤为突出。植物叶片的光合作用是影响生产力和产量高低的重要因素，因此，植物光合作用及其机制仍是当前植物生理生态领域研究的热点问题。然而，在自然或人工控制条件下，光合作用主要受气孔还是非气孔因子的限制，目前尚无定论。本文从气孔与非气孔限制值的计算方法、不同条件下植物叶片光合作用的气孔与非气孔限制以及对光合作用的影响三个方面展开了讨论：① 对（相对）气孔与非气孔限制值的各种计算方法进行了总结，并分析了各种计算方法的局限性，为判断一定条件下光合作用的主要限制因子提供依据。② 对以往光合作用的气孔与非气孔限制研究中涉及的外界胁迫条件进行了分类，从人工控制条件（水分胁迫、盐碱胁迫、多因子复合胁迫）及自然条件等方面进行了总结。③ 分析了气孔与非气孔限制因子对光合作用的影响途径。在未来的研究工作中，揭示和探讨同一物种在不同生长发育阶段、不同生境类型（水热盐养、人工控制与自然环境）等条件下的气孔与非气孔限制因子的变化特征与影响机理，这将是其发展趋势和重点方向。

关键词： 植物叶片；光合作用；气孔限制；非气孔限制；水分胁迫；研究综述

光合作用为植物生长提供物质和能量，是作物产量形成的基础[1]。导致光合作用降低的因子分为气孔限制和非气孔限制两个方面[2-3]。Farquhar 等[4]指出：在水分胁迫条件下，由于气孔导度的限制，导致胞间 CO_2 浓度（C_i，mmol · mol^{-1}）不能满足光合作用的需求，称为光合作用的气孔限制；另一方面，由于叶绿体活性与核酮糖-1，5-二磷酸羧化酶（Rubisco）活性降低、1，5-二磷酸核酮糖（RuBP）再生能力降低等引起光合作用能力降低，称为光合作用的非气孔限制。在轻度和中度水分胁迫条件下，气孔限制因子对光合作用影响较大，而在重度水分胁迫条件下，非气孔限制因子对光合作用的影响占主导地位[5-6]。近年来，学者们对水分胁迫条件以外的其他条件下植物光合作用的气孔与非气孔限制也进行了大量研究，笔者对此进行了分类与概括。

本文从（相对）气孔与非气孔限制值的计算方法、不同条件下植物叶片光合作用的气孔与非气孔限制以及对光合作用（P_n）的影响三个方面，对前人的研究成果进行了归纳和总结，以期为今后的研究工作提供科学依据。

1 气孔与非气孔限制值的计算方法

气孔与非气孔限制值用于判断一定条件下光合作用的主要限制因子[7]，学者们从不同的角度出发提出了多种计算方法。

目前最常用的计算气孔限制值（L_s）的方法为 Berry 等[8]提出的公式：

$$L_s = (C_a - C_i)/(C_a - \Gamma)$$

式中：C_a 为大气中 CO_2 浓度，mmol · mol^{-1}；Γ 为 CO_2 补偿点，10^{-6}；其余参数意义同上。当忽略 Γ 时，表达式可改写为：

$$L_s = 1 - C_i/C_a$$

除此之外，关义新等[7]还总结了 L_s 的其他计算方法，包括 Farquhar 等[4]提出的：

$$L_s = (P_a - P)/P$$

式中：P 为一定气孔阻力下的光合作用，mmol · m^{-2} · s^{-1}；P_a 为 P：C_a 曲线上 $C_i = C_a$ 时的光合作用，mmol · m^{-2} · s^{-1}；其余参数意义同上。

① 收稿日期：2017-10-27； 修订日期：2017-12-22
基金项目：中国科学院内陆河流域生态水文重点试验室（KLEIRB-2S-16-02）资助
作者简介：高冠龙（1988-），男，讲师，主要从事生态水文和植物生理生态方面的研究. E-mail：gaoguanlong@ sxu. edu. cn

$$L_s = R_i(R_o + D_{C_i}/D_p)$$

式中:D_{C_i}/D_p 为正常条件下 P/C_i 的倒数;R_i 和 R_o 分别为气孔和叶片对 CO_2 的阻力,$s \cdot m^{-1}$;其余参数意义同上。

以上三种计算 Ls 的方法都存在一定的局限性,具体见表 1。

表 1 三种计算 L_s 方法的局限性

Tab.1 Limits of the three methods for calculating Ls

计算公式	局限性
$L_s = 1 - C_i/C_a$	简化式中忽略了 CO_2 补偿点,但是随着胁迫强度增加,CO_2 补偿点逐渐上升[9],因而 L_s 计算值比真实值偏低
$L_s = (Pa - P)/P$	叶片内外 CO_2 的分压差是 CO_2 进入叶片的驱动力,在实际中,即使叶片水分完全饱和,气孔完全开放,C_i 也不可能等于 C_a,因此该公式不能说明水分胁迫诱导的 g_s 变化对光合作用的影响
$L_s = R_i(R_0 + D_{C_i}/D_p)$	D_{C_i}/Dp 为正常条件下 P/C_i 的倒数,因此该公式不适合胁迫条件下气孔限制值的研究

对于非气孔限制值的计算,学者们常用 C_i/g_s 来表征[10-11]。其中:g_s 为气孔导度,$mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$,其余参数意义同上。

另外,有学者还提出了相对气孔与非气孔限制值的计算方法(表 2),用以进一步分析限制因子与非限制因子的相对重要性。

表 2 相对气孔与非气孔限制值的计算方法

Tab.2 Methods for calculating the relative stomatal (RLs) and non - stomatal (RLM) limitations to photosynthesis

计算公式	参数意义	文献来源
$RL_S = (L_T - L_M)/L_T$ $L_T = (P_O - P_S)/P_O$ $L_M = (P_N - P_S)/P_N$ $RL_M = L_M/L_T$	P_O 为正常水分条件下的光合作用,$mmol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ P_S 为胁迫下的光合作用,$mmol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ P_N 为正常条件下 P/C_i 曲线上 $C_i = C_{Si}$ 时的光合作用,$mmol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$	[7]
$RL_S = 100 \times \frac{r_s}{r_s + r^* + r_{bl}}$	r_s 为气孔阻力,$s \cdot m^{-1}$ r^* 为 A/C_i 曲线上对应点位的余切值 r_{bl} 为边界层阻力,$s \cdot m^{-1}$	[12]

2 不同条件下植物叶片光合作用的气孔与非气孔限制

2.1 人工控制条件

2.1.1 水分胁迫条件 在水分胁迫条件下,植物的光合作用会受到明显抑制[13-14]。气孔限制和非气孔限制可能相伴而行,也可能以某种形式占优,主要取决于植物基因型差异和环境状况(特别是水热条件)[15]。

从植物类型(C_3/C_4)的角度而言,Flexas 等[16]总结了其他学者有关水分胁迫条件下 C_3 植物光合作用的气孔与非气孔限制的研究成果,认为在轻度水分胁迫条件下,气孔因子对光合作用的影响占主导地位。在重度水分胁迫条件下,非气孔因子占据主导地位。对于 C_4 植物,Mantlana 等[17]指出在轻度水分胁迫条件下,C_4 植物光合作用并没有受到明显的抑制。随着水分胁迫程度增加,C_4 植物光合作用受到抑制晚于 C_3 植物。

从植物所处的人工控制水分胁迫条件而言,植物叶片光合作用最初主要受到气孔限制因子的影响,随着水分胁迫程度增加,逐渐转变为非气孔限制因子。Anev 等[18]对于旱处理条件下松树树苗的气孔限制研究发现,随着干旱胁迫程度增加,气孔对光合作用的控制作用减弱。Signarbieux 等[19]研究了水分胁迫条件下不同草场光合作用的非气孔限制,认为同一草场不同物种间光合作用的非气孔限制差异显著。Ni 等[20]研究了 4 种木本被子植物光合作用的气孔与非气孔限制,结果表明当水分胁迫加剧时,相对气孔限制显著降低。裴斌等[21]研究了水分胁迫对沙棘叶片光合作用的影响,认为土壤相对含水量在 48.3% ~10.5% 时,光合作用下降的主要原因是气孔限制。当土壤相对含水量小于 38.9% 时,光合作用主要受非气孔限制因子的影响。韩瑞宏等[22]研究了紫花苜蓿对水分胁迫的光合生理响应,认为轻度水分胁迫下,气孔限制是两种紫花苜蓿光合作用降低的主要因子,中度和重度水分胁迫下,非气孔限制是光合作用降低的主要因子。李周等[23]研究了不同水分处理下草本植物叶片的光合生理响应,结果表明随着水分减少,光合作用的气孔限制逐渐增强。另外,也有学者同时对水分胁迫与复水后植物叶片光合作用的气孔与非气孔限制进行了研究。王春艳等[24]研究了干旱胁迫对大豆气孔特征

和光合参数的影响,认为土壤相对含水量大于60%时,光合作用下降由气孔因子引起,土壤相对含水量小于60%时,光合作用的非气孔限制因子开始出现,土壤相对含水量在35% ~40%时,非气孔限制成为造成大豆叶片光合能力下降的主导因子。Campos 等[25]研究了水分胁迫与复水条件下灯笼椒叶片光合作用的气孔与非气孔限制,结果表明在重度水分胁迫条件下,由于气孔关闭以及非气孔限制因子共同作用,导致光合作用下降。在复水条件下,灯笼椒叶片光合作用得到恢复。

在同一植物的不同叶龄或生长阶段,叶片光合作用的气孔与非气孔限制也表现出一定的差异。陈凯利等[26]研究了水分对番茄不同叶龄叶片光合作用的影响,认为气孔限制是水分影响番茄叶片光合作用的主要因子,气孔与非气孔限制因子是番茄叶片光合作用随叶龄变化的原因。Varone 等[27]研究了水分胁迫条件下3个地中海植物种籽苗和幼苗期叶片光合作用的气孔与非气孔限制,结果表明在籽苗期由于气孔限制因子的影响,光合作用缓慢下降,而在幼苗期光合作用下降迅速,主要是非气孔限制因子引起的。张仁和等[28]研究了水分胁迫对玉米苗期叶片光合作用的影响,结果表明在轻度和中度水分胁迫条件下,光合作用主要受气孔限制因子的影响。在重度水分胁迫条件下,光合作用主要受非气孔限制因子的影响。

除上述学者在水分胁迫条件下,针对不同植物或同一植物的不同叶龄或生长阶段气孔和非气孔限制的研究以外,Charlotte 等[29]还从海拔梯度的角度研究了水分条件对蒿属植物光合作用的影响,结果表明在低海拔地区气孔限制对光合作用影响较大。

目前的研究大多是基于水分胁迫条件下不同植物或同一植物的某一特定生长阶段进行的,未来应加强同一物种不同物候期或生育期的气孔与非气孔限制的研究。

2.1.2 盐碱胁迫条件 盐碱胁迫对植物的影响主要为渗透胁迫和离子伤害[24],研究盐碱胁迫如何影响制约光合作用以及光合对盐碱的适应机理具有重要的意义[30]。黄清荣等[31]研究了盐胁迫对棉花幼苗光合作用的影响,结果表明在低浓度盐胁迫条件下,棉花叶片光合作用下降的主要原因是气孔因素。随着盐胁迫程度的增大和胁迫持续时间的延长,光合作用下降的原因逐渐转变为非气孔因素。刘霞[32]研究了盐碱胁迫下蚕豆光合作用的气孔与非气孔限制,结果表明盐碱浓度升高时,影响光合作用的因子由气孔限制因子逐步转变为非气孔限制因子。陈志强等[33]研究了盐碱胁迫对西伯利亚白刺光合特性的影响,认为在高土壤盐碱含量下,净光合作用下降主要是由非气孔限制因子造成的。吴成龙等[34]研究了碱胁迫对菊芋幼苗光合作用的影响,认为非气孔限制是碱胁迫下2种菊芋幼苗光合作用降低的主要原因。白文波等[35]研究了 NaCl 和 $NaHCO_3$ 胁迫对马蔺光合特性的影响,结果表明碱性盐胁迫下马蔺光合作用下降主要由非气孔限制引起,而中性盐胁迫下既有气孔限制又有非气孔限制的影响。王聪等[36]研究了 NaCl 胁迫下外源壳聚糖对菜用大豆光合作用的影响,结果表明外源壳聚糖通过诱导非气孔因素显著缓解了菜用大豆在胁迫中期对光合作用的影响。

2.1.3 多因子复合及其他胁迫条件 对于生长在地球上的任何生物而言,它们受到的胁迫往往不是单一的,而是长期暴露于多种因子同时胁迫之下[37]。多种因子复合作用对植物的生长发育、矿质代谢和光合作用等具有重要意义[1,38-41]。贺军民等[1]研究了增强 UV-B 辐射和 NaCl 胁迫下绿豆幼苗光合作用的气孔与非气孔限制,结果表明复合胁迫条件下绿豆幼苗光合作用的降低既有气孔因子,又有非气孔因子的影响。前期以气孔限制为主,后期以非气孔限制为主。张媛华等[37]研究了增强 UV-B 辐射和 Cd^{2+} 胁迫下绿豆幼苗光合作用的气孔与非气孔限制,认为复合胁迫条件下前期以非气孔限制为主,后期以气孔限制为主。目前,多种因子复合作用下植物光合作用的变化研究较少,难点在于确定引起植物光合作用变化的主导环节以及多因子复合后植物光合作用变化的原因。

Pereira 等[42]研究了过量铁元素条件下水稻光合作用的气孔与非气孔限制,认为在 Fe^{2+} 浓度低时水稻光合作用主要受气孔因子限制,在 Fe^{2+} 浓度高时水稻光合作用受气孔因子和非气孔因子共同限制。Noormets 等[43]研究了高浓度 CO_2 和 O_3 条件下2种山杨克隆株叶片光合作用的气孔与非气孔限制,结果表明随着 CO_2 和 O_3 浓度的升高,光合作用的变化主要由非气孔限制因子引起。刘全吉等[44]研究了 As 对小麦叶片光合作用的影响,结果表明 As 浓度小于 30 $mg \cdot L^{-1}$ 时,气孔限制升高使光合作

用下降。当 As 浓度大于 30 mg・L^{-1}时，非气孔限制引起光合作用下降。秦建桥等[45]研究了五节芒不同种群对 Cd 污染胁迫的光合生理响应，结果表明轻度 Cd 胁迫下气孔限制是五节芒非矿区种群光合作用降低的主要因子，中度和重度 Cd 胁迫下非气孔限制是导致光合作用降低的主要因子。帕提古力・麦麦提等[46]研究了沙尘胁迫对阿月浑子光合作用的影响，结果表明阿月浑子在轻度沙尘胁迫条件下，前期光合作用非气孔限制贡献率大于气孔限制，随胁迫时间延长，气孔限制逐渐占优势。徐小逊等[47]研究了 Cd 胁迫对豨莶光合作用的影响，结果表明随着 Cd 浓度的升高，豨莶光合作用的下降是由非气孔限制因子引起的。何亚飞等[48]研究了高频度酸雨胁迫对菲白竹光合作用的影响，认为酸雨胁迫抑制光合作用主要由非气孔限制所致。徐西红等[49]研究了接种 AM 真菌对甘薯光合作用的影响，结果表明当土壤磷素供应过高时，接种 AM 真菌属非气孔限制因素导致光合作用降低。许艳梅等[50]研究了双酚 A 对玉米幼苗光合作用的影响，结果显示双酚 A 浓度高于 5 mg・L^{-1}时，光合下降主要由非气孔限制因素引起。

有关水分、盐碱等胁迫条件外植物叶片光合作用的气孔与非气孔限制研究较少，探索植物叶片光合作用在更多未知条件下的气孔与非气孔限制机理及其影响途径是今后研究的重点。

2.2 自然环境条件

目前，有关植物叶片光合作用的气孔与非气孔限制研究多是在控制条件下进行的，而自然条件下光合作用的限制因子，尤其是在自然环境比较恶劣的地区，最终会以气孔还是非气孔因子限制光合作用还不十分清楚。Kubiskem 等[51]研究了分别生长于干旱、湿地等环境条件下共计 19 种温带树种叶片光合作用的气孔与非气孔限制，结果表明在干旱条件下，湿地树种光合作用下降主要是由气孔限制因子引起的，更加湿润的湿地树种气孔限制与非气孔限制因子对光合作用的影响相当，而旱生树种光合作用未受到影响。Herrera 等[52]研究了热带季节性灌溉森林光合作用的气孔与非气孔限制，结果表明由干季进入洪水季节时，相对非气孔限制对光合作用的影响逐渐增加。Tissue 等[53]研究了温带雨林 4 个树种光合作用的气孔与非气孔限制，结果表明在所有树种中，非气孔限制对光合作用的影响都占据主导地位。杨泽粟等[54]研究了自然条件下半干旱雨养春小麦生育后期旗叶光合作用的气孔与非气孔限制，结果表明春小麦抽穗期和灌浆期都出现了明显的光合气孔限制。韩瑞锋等[55]研究了甜瓜幼苗在一天中不同时段以及不同叶位的叶片光合特性，结果表明气孔限制是导致不同时段光合作用不同的主要因子，非气孔限制是影响不同叶位叶片光合作用的主要因子。郎莹等[56]研究了春、夏两季连翘叶片光合作用多级土壤水分梯度的响应过程，认为春、夏季土壤相对含水量持续下降时，连翘光合作用的气孔限制转变为非气孔限制。

3 气孔与非气孔限制因子对 P_n 的影响

3.1 气孔限制因子对 P_n 的影响

在外界胁迫条件下，由于 g_s 降低，进入气孔的 CO_2 减少，不能满足正常光合作用的需求，称为光合作用的气孔限制。学者们针对 P_n 与 g_s 的相关性开展了大量的研究[30, 51, 53, 57-58]，结果均表明：P_n 随着 g_s 的增大而增大，增大速率随着 g_s 的增大而减小。P_n 与 g_s 的这种非线性关系出现的原因主要是：P_n 同时受到气孔与非气孔限制因子的影响，在外界胁迫条件严重的情况下，非气孔限制因子对 P_n 的影响更为突出，且此时 g_s 的值也往往较小。

3.2 非气孔限制因子对 P_n 的影响

非气孔限制因子对 P_n 的影响有多种途径，主要包括叶绿体结构破坏、光合色素含量下降、光合酶活性降低、活性氧代谢功能破坏等。

3.2.1 叶绿体结构破坏对 P_n 的影响　在外界胁迫条件下，叶绿体膨胀，光合器官的超微结构遭到破坏，从而对 P_n 产生影响。史吉平等[59]和王华田等[60]分别在对小麦和银杏的研究中报道了叶绿体结构破坏对 P_n 的影响。然而，没有参数可以表征叶绿体结构的破坏程度，因而很难实现叶绿体结构破坏对 P_n 影响的定量研究。

3.2.2 光合色素含量下降对 P_n 的影响　在众多的光合色素中，叶绿素含量对 P_n 的影响最为显著。Flexas 等[61-62]研究了葡萄中叶绿素含量对 P_n 的影响，Wu 等[63]研究了紫丁香和冬青卫矛中叶绿素含量对 P_n 的影响，Pereira 等[42]研究了水稻中叶绿素含量对 P_n 的影响，Epron 等[57]研究了 3 种橡树中叶绿素含量对 P_n 的影响，Tissue 等[53]研究了温带雨

林4个树种中叶绿素含量对 P_n 的影响,结果均表明在外界胁迫条件下,植物体内叶绿素含量大幅降低,P_n 呈下降的趋势。然而,外界胁迫条件下叶绿素含量下降的真实原因及各种光合色素之间的相互转化机理,目前尚无统一定论。

3.2.3 光合酶活性降低对 P_n 的影响 植物的光合作用依靠酶活性,其中,RuBP 活性下降对 P_n 影响显著。Parry 等[64]指出,在极端干旱条件下,叶片中的可溶性蛋白降解,引起 Rubisco 的活性下降,从而对 P_n 产生影响。Flexas 等[16]总结他人对 C_3 植物研究结果发现,在极端干旱条件下,RuBP 活性下降是限制 P_n 的主要原因。Campos 等[25]研究了灯笼椒光合作用的非气孔限制,认为重度水分亏缺时,RuBP 活性下降对 P_n 有显著影响。Kubiskem 等[51]研究了19种温带树种光合作用的非气孔限制,同样认为在极端干旱条件下,RuBP 活性下降对 P_n 有明显的影响。Lawlor[65]也认为,在土壤含水量较低的情况下,RuBP 活性下降极有可能是引起 P_n 下降的主要原因。

3.2.4 活性氧代谢功能破坏对 P_n 的影响 在外界胁迫条件下,超氧物自由基($\bar{O}_2$)、H_2O_2 等累积会引起膜脂过氧化,对细胞产生伤害,进而对 P_n 产生影响。王孝威等[66]对短枝型果树光合作用的非气孔限制研究中得出,随着水分胁迫条件加剧,$\bar{O}_2$ 和 H_2O_2 等含量增加,引发膜脂过氧化,由膜系统破坏而诱发的非气孔因子是引起 P_n 下降的主要原因。柯世省[67]研究了水分胁迫条件下夏腊梅光合作用的非气孔限制,结果表明水分胁迫程度增加,导致活性氧产生速率加快,从而对 P_n 产生影响。另外,王宝山等[68]、徐世昌等[69]和 Moran 等[70]分别对小麦、玉米和豌豆的研究中均得出了同样的结论:随着水分胁迫条件的加剧,活性氧自由基代谢失调,光合器官结构与功能遭到破坏,可能是导致 P_n 下降的主要原因。

4 结论与展望

有关植物叶片光合作用的气孔与非气孔限制的研究,一直是学者们关注的重点。本文从气孔与非气孔限制值的计算方法、不同条件下植物叶片光合作用的气孔与非气孔限制以及对光合作用的影响三个方面展开了讨论:

(1)对(相对)气孔与非气孔限制值的各种计算方法进行了总结,并分析了各种计算方法的局限性。目前最常用的计算气孔限制值的方法由 Berry 等[8]提出,在实际应用中,学者们常常使用忽略 CO_2 补偿点的简化式。但是随着胁迫强度增加,CO_2 补偿点逐渐上升,因而基于该简化式计算的气孔限制值比真实值偏低。相对气孔与非气孔限制值能进一步解释两种因子的相对重要性,在今后的研究工作中应重点关注。

(2)对以往光合作用的气孔与非气孔限制研究中涉及的外界胁迫条件进行了分类,从人工控制条件(水分胁迫、盐碱胁迫、多因子复合及其他胁迫条件)和自然条件两个方面,对前人的研究成果进行了总结。结果表明:在绝大多数单一外界胁迫条件下,随着胁迫程度的增加,影响光合作用的因子由气孔限制因子逐步转变为非气孔限制因子。在复合胁迫条件下,学者们尚未形成统一定论,难点在于确定引起植物光合作用变化的主导环节以及多因子复合后植物光合作用变化的原因。目前,有关植物叶片光合作用的气孔与非气孔限制研究多是在控制条件下进行,今后应加强自然条件下,尤其是环境恶劣地区植物叶片光合作用的气孔与非气孔限制研究。

(3)分析了气孔与非气孔限制因子对光合作用的影响途径。由于气孔导度表征了气孔的开放程度,因此学者们主要分析了光合作用与气孔导度的关系,研究发现二者一般呈对数响应关系;对于非气孔限制因子对光合作用的影响,本文从叶绿体结构破坏、光合色素含量下降、光合酶活性降低、活性氧代谢功能破坏等方面进行了分析。其中,由于没有参数可以表征叶绿体结构的破坏程度,因而很难实现叶绿体结构破坏对光合作用影响的定量研究。

目前,学者们关于植物叶片光合作用的气孔与非气孔限制进行了大量研究,但是主要集中在不同物种的层面。未来应广泛关注同一物种不同物候期或生育期的气孔与非气孔限制因子的区分及各自的影响机理。

参考文献(References):

〔1〕 贺军民,佘小平,刘成,等. 增强 UV-B 辐射和 Nacl 复合胁迫下绿豆光合作用的气孔与非气孔限制〔J〕. 植物生理与分子生物学学报,2004,30(1):53-58.〔He Junmin,She Xiaoping,Liu Cheng,et al. Stomatal and nonstomatal limitations of photosyntllesis

in Mung Bean leaves under the combination of enhanced UV – B radiation and NaCl stress[J]. Journal of Plant Physiology and Molecular Biology,2004,30(1):53 – 58.]

[2] 朱新广,张其德. Nacl 对光合作用影响的研究进展[J]. 植物学通报,1999,16(4):332 – 338.[Zhu Xinguang,Zhang Qide. Advances in the research on the effects of NaCl on photosynthesis [J]. Chinese Bulletin of Botany,1999,16(4):332 – 338.]

[3] 许大全. 气孔的不均匀关闭与光合作用的非气孔限制[J]. 植物生理学通讯,1995,31(4):246 – 252.[Xu Daquan. Non – uniform stomatal closure and non – stomatal limitation of Photosynthesis[J]. Plant Physiology Communications, 1995, 31 (4): 246 – 252.]

[4] Farquhar G D,Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis[J]. Annual review of plant physiology,1982,33(1):317 – 345.

[5] Flexas J,Bota J,Loreto F,et al. Diffusive and metabolic limitations to photosynthesis under drought and salinity in C_3 plants[J]. Plant Biology,2004,6(3):269 – 279.

[6] Grassi G, Magnani F. Stomatal, mesophyll conductance and biochemical limitations to photosynthesis as affected by drought and leaf ontogeny in ash and oak trees[J]. Plant,Cell & Environment, 2005,28(7):834 – 849.

[7] 关义新,戴俊英. 水分胁迫下植物叶片光合的气孔与非气孔限制. 植物生理学通讯,1995,31(4):293 – 297.[Guan Yixin,Dai Junying. The photosynthesis stomatal and nonstomatal limitation of plant leaves under water stress[J]. Plant Physiology Communications,1995,31(4):293 – 297.]

[8] Berry J A,Downton W J S. Environmental regulation of photosynthesis[M]. Berlin :Springer,1982:263 – 343.

[9] 刘孟雨,陈培元. 水分胁迫条件下气孔和非气孔因素对小麦光合的限制[J]. 植物生理学通讯, 1990 (4): 24 – 27.[Liu Mengyu,Chen Peiyuan. Effects of Stomatal and nonstomatal factors on wheat photosynthesis under water stress[J]. Plant Physiology Communications,1990(4):24 – 27.]

[10] Ramanjulu S,Sreenivasulu N,Sudhakar C. Effect of water stress on photosynthesis in two mulberry genotypes with different drought tolerance[J]. Photosynthetica,1998,35(2):279 – 283.

[11] Ramanjulu S, Sreenivasalu N, Kumar S G, et al. Photosynthetic characteristics in mulberry during water stress and rewatering[J]. Photosynthetica,1998,35(2):259 – 263.

[12] Jones H G. Stomatal control of photosynthesis and transpiration [J]. Journal of experimental botany,1998,49(Special Issue):387 – 398.

[13] Monneveux P,Rekika D,Acevedo E,et al. Effect of drought on leaf gas exchange,carbon isotope discrimination,transpiration effi$C_i$ency and productivity in field grown durum wheat genotypes[J]. Plant Science,2006,170(4):867 – 872.

[14] Zhang X,Wu N,Li C. Physiological and growth responses of populus davidiana ecotypes to different soil water contents[J]. Journal of Arid Environments,2005,60(4):567 – 579.

[15] Griffiths H,Parry M. Plant responses to water stress[J]. Annals of Botany,2002,89(7):801 – 802.

[16] Flexas J,Medrano H. Drought – inhibition of photosynthesis in C3 plants: Stomatal and non – stomatal limitations revisited[J]. Annals of Botany,2002,89(2):183 – 189.

[17] Mantlana K,Arneth A,Veenendaal E,et al. Photosynthetic properties of C4 plants growing in an African savanna/wetland mosaic [J]. Journal of Experimental Botany, 2008, 59 (14): 3 941 – 3 952.

[18] Anev S,Ivanova A,Tzvetkova N,et al. Stomatal control on photosynthesis in drought – treated subalpine pine saplings[J]. Genetics and plant physiology,2016,6(1 – 2):43 – 53.

[19] Signarbieux C,Feller U. Non – stomatal limitations of photosynthesis in grassland spe$C_i$es under artifi$C_i$al drought in the field[J]. Environmental and Experimental Botany,2011,71(2):192 – 197.

[20] Ni B R,Pallardy S G. Stomatal and nonstomatal limitations to net photosynthesis in seedlings of woody angiosperms[J]. Plant Physiology,1992,99(4):1 502 – 1 508.

[21] 裴斌,张光灿,张淑勇,等. 土壤干旱胁迫对沙棘叶片光合作用和抗氧化酶活性的影响[J]. 生态学报,2013,33(5):1 386 – 1 396.[Pei Bin,Zhang Guangcan,Zhang Shuyong,et al. Effects of soil drought stress on photosynthetic characteristics and antioxidant enzyme activities in Hippophae rhamnoides Linn. seedings[J]. Acta Ecologica Sinica,2013,33(5):1 386 – 1 396.]

[22] 韩瑞宏,卢欣石,高桂娟,等. 紫花苜蓿(medicago sativa)对干旱胁迫的光合生理响应[J]. 生态学报,2007,27(12):5 229 – 5 237.[Han Ruihong,Lu Xinshi,Gao Guijuan,et al. Photosynthetic physiological response of alfalfa (medicago sativa) to drought stress[J]. Acta Ecologica Sinica,2007,27(12):5 229 – 5 237.]

[23] 李周,赵雅洁,宋海燕,等. 不同水分处理下喀斯特土层厚度异质性对两种草本叶片解剖结构和光合特性的影响[J]. 生态学报,2018,38(2):1 – 12.[Li Zhou,Zhao Yajie,Song Haiyan,et al. Effects of Karst soil thickness heterogeneity on the leaf anatomical structure and photosynthetic traits of two grasses under different water treatments[J]. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38 (2): 1 – 12.]

[24] 王春艳,庞艳梅,李茂松,等. 干旱胁迫对大豆气孔特征和光合参数的影响[J]. 中国农业科技导报,2013,15(1):109 – 115.[Wang Chunyan, Pang Yanmei, Li Maosong, et al. Effects of drought stress on soybean stomatal characteristics and photosynthetic parameter[J]. Journal of Agricultural SC$_i$ence and Technology, 2013,15(1):109 – 115.]

[25] Campos H,Trejo C,Pe? a – Valdivia C B,et al. Stomatal and non – stomatal limitations of bell pepper (capsicum annuum L.) plants under water stress and re – watering: Delayed restoration of photosynthesis during recovery[J]. Environmental and Experimental Botany,2014,98:56 – 64.

[26] 陈凯利,李建明,贺会强,等. 水分对番茄不同叶龄叶片光合作用的影响[J]. 生态学报,2013,33(16):4 919 – 4 929.[Chen Kaili,Li Jianming,He Huiqiang,et al. Effects of water on photosynthesis in different age of tomato leaves[J]. Acta Ecologica Sinica,2013,33(16):4 919 – 4 929.]

［27］ Varone L, Ribas – Carbo M, Cardona C, et al. Stomatal and non – stomatal limitations to photosynthesis in seedlings and saplings of mediterranean spe$C_i$es pre – conditioned and aged in nurseries: Different response to water stress［J］. Environmental and Experimental Botany, 2012, 75: 235 – 247.

［28］ 张仁和,郑友军,马国胜,等. 干旱胁迫对玉米苗期叶片光合作用和保护酶的影响［J］. 生态学报, 2011, 31(5): 1 303 – 1 311.［Zhang Renhe, Zheng Youjun, Ma Guosheng, et al. Effects of drought stress on photosynthetic traits and protective enzyme activity in maize seeding［J］. Acta Ecologica Sinica, 2011, 31(5): 1 303 – 1 311.］

［29］ Charlotte C R, Michael E L. Water relations and photosynthesis along an elevation gradient for Artemisia tridentata during an historic drought［J］. Oecologia, 2016, 181: 65 – 76.

［30］ Guo S, Zhao K. The possible mechanisms of NaCl inhibit photosythesis of maize seedlings［J］. Acta Phytophysiologica Sinica, 2001, 27(6): 461 – 466.

［31］ 黄清荣,祁琳,柏新富. 根环境供氧状况对盐胁迫下棉花幼苗光合及离子吸收的影响［J］. 生态学报, 2018, 38(2): 1 – 9.［Huang Qingrong, Qi Lin, Bai Xinfu. Effects of rhizosphere aeration on photosythesis and ion absorption in cotton seedings under water stress［J］. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38(2): 1 – 9.］

［32］ 刘霞. Na_2CO_3 胁迫下蚕豆光合作用的气孔与非气孔限制［J］. 安徽农业科学, 2010, 38(6): 2 861 – 2 862.［Liu Xia. Research on the limitation of stomatal and nonstomatal to ban photosythesis under the Na_2CO_3［J］. Journal of Anhui Agricultural S$C_i$ence, 2010, 38(6): 2 861 – 2 862.］

［33］ 陈志强,李庆贱,时瑞亭,等. 苏打盐碱胁迫对西伯利亚白刺光合和生长的影响［J］. 北京林业大学学报, 2011, 33(3): 31 – 37.［Chen Zhiqiang, Li Qingjian, Shi Ruiting, et al. Effects of soda saline – alkaline stress on photosynthesis and growth of Nitraria sibirica［J］. Journal of Beijing Forestry University, 2011, 33(3): 31 – 37.］［34］ 吴成龙,尹金来,徐阳春,等. 碱胁迫对菊芋幼苗生长及其光合作用和抗氧化作用的影响［J］. 西北植物学报, 2006, 26(3): 447 – 454.［Wu Chenglong, Yin Jinlai, Xu Chunyang, et al. Effects of alkaline stress on growth, photosynthesis and antioxidation of Helianthus tuberosus seedlings［J］. Acta Botanica Boreali – Oc$C_i$dentalia Sinica, 2006, 26(3): 447 – 454.］

［35］ 白文波,李品芳,李保国. NaCl 和 $NaHCO_3$ 胁迫下马蔺生长与光合特性的反应［J］. 土壤学报, 2008, 45(2): 328 – 335.［Bai Wenbo, Li Pinfang, Li Baoguo. Response of Iris Lactea Var. Chinensis to Nacl and $NaHCO_3$ stress in growth and photosynthesis［J］. Acta Pedologica Sinica, 2008, 45(2): 328 – 335.］

［36］ 王聪,杨恒山,董永义. NaCl 胁迫下外源壳聚糖对菜用大豆光合作用及叶绿体活性氧代谢的影响［J］. 华北农学报, 2016, 31(4): 162 – 167.［Wang Cong, Yang Hengshan, Dong Yongyi. Effects of exogenous chitosan on photosynthesis and chloroplast reactive oxygen spe$C_i$es metabolism of vegetable soybean under NaCl stress［J］. Acta Agriculturae Boreali – Sinica, 2016, 31(4): 162 – 167.］

［37］ 张媛华,王真,佘小平. 增强 UV – B 辐射和 Cd^{2+} 复合胁迫下绿豆幼苗 Cd 积累和光合作用的气孔与非气孔限制［J］. 安徽农业科学, 2011, 39(9): 5 069 – 5 072.［Zhang Yuanhua, Wang Zhen, She Xiaoping. Stomatal and nonstomatal limitations of photosynthesis in P. radiatus L. seedling leaves under the combination of enhanced UV – B radiation and Cd^{2+} stress［J］. Journal of Anhui Agricultural S$C_i$ence, 2011, 39(9): 5 069 – 5 072.］

［38］ Dubé S, Bornman J. Response of spruce seedlings to simultaneous exposure to ultraviolet – b radiation and cadmium［J］. Plant Physiology and Biochemistry, 1992, 30(6): 761 – 767.

［39］ Larsson E H, Bornman J F, Asp H. Influence of UV – B radiation and Cd^{2+} on chlorophyll fluorescence, growth and nutrient content in brassica napus［J］. Journal of experimental botany, 1998, 49(323): 1 031 – 1 039.

［40］ Shukla U C, Joshi P C, Kakkar P. Synergistic action of ultraviolet – B radiation and cadmium on the growth of wheat seedlings［J］. Ecotoxicology and Environmental Safety, 2002, 51(2): 90 – 96.

［41］ 强维亚,杨晖,陈拓,等. 镉和增强紫外线 – B 辐射复合作用对大豆生长的影响［J］. 应用生态学报, 2004, 15(4): 697 – 700.［Qiang Weiya, Yang Hui, Chen Tuo, et al. Effect of the combination of cadmium and UV – B radiation on soybean growth［J］. Chinese Journal of Applied Ecology, 2004, 15(4): 697 – 700.］

［42］ Pereira E G, Oliva M A, Rosado – Souza L, et al. Iron excess affects rice photosynthesis through stomatal and non – stomatal limitations［J］. Plant S$C_i$ence, 2013, 201: 81 – 92.

［43］ Noormets A, Sober A, Pell E, et al. Stomatal and non – stomatal limitation to photosynthesis in two trembling aspen (populus tremuloides Michx.) clones exposed to elevated CO_2 and/or O_3［J］. Plant, Cell & Environment, 2001, 24(3): 327 – 336.

［44］ 刘全吉,孙学成,胡承孝,等. 砷对小麦生长和光合作用特性的影响［J］. 生态学报, 2009, 29(2): 854 – 859.［Liu Quanji, Sun Xuecheng, Hu Chengxiao, et al. Growth and photosynthesis characteristics of wheat (Triticum aestivum L.) under arsenic stress condition［J］. Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(2): 854 – 859.］

［45］ 秦建桥,夏北成,赵鹏. 五节芒不同种群对 Cd 污染胁迫的光合生理响应［J］. 生态学报, 2010, 30(2): 288 – 299.［Qin Jianqiao, Xia Beicheng, Zhao Peng. Photosynthetic physiological response of two Miscanthus floridulus populations to Cd stress［J］. Acta Ecologica Sinica, 2010, 30(2): 288 – 299.］

［46］ 帕提古力·麦麦提,巴特尔·巴克,海利力·库尔班. 沙尘胁迫对阿月浑子光合作用及叶绿素荧光特性的影响［J］. 生态学报, 2014, 34(22): 6 450 – 6 459.［Patigul Mamat, Batur Bake, Halil Kurban. Influence of dust stress on the photosynthetic and chlorophyll fluorescence characteristics of PistaC_ia vera L.［J］. Acta Ecologica Sinica, 2014, 34(22): 6 450 – 6 459.］

［47］ 徐小逊,董袁媛,邓玉兰,等. 镉胁迫对豨莶生长及光合作用相关参数的影响［J］. 农业环境科学学报, 2016, 35(9): 1 672 – 1 679.［Xu Xiaoxun, Dong Yuanyuan, Deng Yulan, et al. Effects of cadmium stress on growth and photosynthetic parameters of Sigesbeckia orientalis L.［J］. Journal of Agro – Environment S$C_i$ence, 2016, 35(9): 1 672 – 1 679.］

［48］ 何亚飞,张珊珊,孙鑫,等. 高频度模拟酸雨胁迫条件下菲白竹

的光合响应[J]. 南京林业大学学报(自然科学版),2016,40(4):49 - 55. [He Yafei, Zhang Shanshan, Sun Xin, et al. Response of photosynthetic characteristics of Pleioblastus fortunei to high frequent simulated acid rain[J]. Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition),2016,40(4):49 - 55.]

[49] 徐西红,李腾腾,李欢. 接种 AM 真菌对甘薯光合作用及碳磷代谢酶活性的影响[J]. 水土保持学报,2016,30(2):255 - 259. [Xu Xihong, Li Tengteng, Li Huan. Effects of Arbuscular Mycorrhizal Fungi on photosynthetic characteristics and metabolic enzyme activities of carbon and phosphorus of sweet potato[J]. Journal of Soil and Water Conservation,2016,30(2):255 - 259.]

[50] 许艳梅,贝丽霞,张恒. 双酚 A 对玉米幼苗光合及抗氧化作用的影响[J]. 植物生理学报,2016,52(1):101 - 108. [Xu Yanmei, Bei Lixia, Zhang Heng. Effects of bisphenol A on photosynthesis and antioxidation of maize (Zea mays) seedlings[J]. Plant Physiology Journal,2016,52(1):101 - 108.]

[51] Kubiskem M, Abrams M. Stomatal and nonstomatal limitations of photosynthesis in 19 temperate tree species on contrasting sites during wet and dry years[J]. Plant, Cell & Environment,1993,16(9):1 123 - 1 129.

[52] Herrera A, Tezara W, Marín O, et al. Stomatal and non - stomatal limitations of photosynthesis in trees of a tropical seasonally flooded forest[J]. Physiologia Plantarum,2008,134(1):41 - 48. [53] Tissue D T, Griffin K L, Turnbull M H, et al. Stomatal and non - stomatal limitations to photosynthesis in four tree spe$C_i$es in a temperate rainforest dominated by dacrydium cupressinum in new zealand[J]. Tree physiology,2005,25(4):447 - 456.

[54] 杨泽粟,张强,郝小翠. 自然条件下半干旱雨养春小麦生育后期旗叶光合的气孔与非气孔限制[J]. 中国生态农业学报,2015,23(2):174 - 182. [Yang Zesu, Zhang Qiang, Hao Xiaocui. Stomatal or non - stomatal limitation of photosynthesis of spring wheat flag leaf at late growth stages under natural conditions in semiarid rainfed regions[J]. Chinese Journal of Eco - Agriculture,2015,23(2):174 - 182.]

[55] 韩瑞锋,李建明,胡晓辉,等. 甜瓜幼苗叶片光合变化特性[J]. 生态学报,2012,32(5):1 471 - 1 480. [Han Ruifeng, Li Jianming, Hu Xiaohui, et al. Research on dynamic characteristics of photosynthesis in muskmelon seedling leaves[J]. Acta Ecologica Sinica,2012,32(5):1 471 - 1 480.]

[56] 郎莹,汪明. 春夏两季连翘光合作用的土壤水分阈值效应及生产力分级[J]. 林业科学,2016,52(2):38 - 46. [Lang Ying, Wang Ming. Threshold effect of photosynthesis in forsythia suspense to soil water and its photosynthetic productivity grading in spring and summer[J]. Scientia Silvae Sinicae,2016,52(2):38 - 46.]

[57] Epron D, Dreyer E. Stomatal and non stomatal limitation of photosynthesis by leaf water deficits in three oak species: a comparison of gas exchange and chlorophyll a fluorescence data[C]//Annales des Sciences Forestieres. EDP Sciences,1990,47(5):435 - 450.

[58] Yu D J, Kim S J, Lee H J. Stomatal and non - stomatal limitations to photosynthesis in field - grown grapevine cultivars[J]. Biologia Plantarum,2009,53(1):133 - 137.

[59] 史吉平,董永华. 水分胁迫对小麦光合作用的影响[J]. 麦类作物学报,1995(5):49 - 51. [Shi Jiping, Dong Yonghua. Effects on photosynthesis of wheat under water stress[J]. Journal of Triticeae Crops,1995(5):49 - 51.]

[60] 王华田,孙明高,崔明刚,等. 土壤水分状况对苗期银杏生长及生理特性影响的研究[J]. 山东农业大学学报(自然科学版),2000,31(1):74 - 78. [Wang Huatian, Sun Minggao, Cui Minggang et al. Studies on growth and physiological characteristics of the seedlings of Ginkgo Biloba in different soil moisture conditions[J]. Journal of Shandong Agricultural University (Natural Science),2000,31(1):74 - 78.]

[61] Flexas J, Badger M, Chow W S, et al. Analysis of the relative increase in photosynthetic O_2 uptake when photosynthesis in grapevine leaves is inhibited following low night temperatures and/or water stress[J]. Plant Physiology,1999,121(2):675 - 684.

[62] Flexas J, Escalona J, Medrano H. Water stress induces different levels of photosynthesis and electron transport rate regulation in grapevines[J]. Plant, Cell & Environment,1999,22(1):39 - 48.

[63] Wu B J, Chow W S, Liu Y J, et al. Effects of stomatal development on stomatal conductance and on stomatal limitation of photosynthesis in Syringa oblata and Euonymus japonicus Thunb[J]. Plant Science,2014,229:23 - 31.

[64] Parry M A, Andralojc P J, Khan S, et al. Rubisco activity: Effects of drought stress[J]. Annals of Botany,2002,89(7):833 - 839.

[65] Lawlor D W. Limitation to photosynthesis in water - stressed leaves: Stomata vs. Metabolism and the role of ATP[J]. Annals of Botany,2002,89(7):871 - 885.

[66] 王孝威,段艳红,曹慧,等. 水分胁迫对短枝型果树光合作用的非气孔限制[J]. 西北植物学报,2003,23(9):1 609 - 1 613. [Wang Xiaowei, Duan Yanhong, Cao Hui, et al. The photosynthetic nonstomatal limitation of spur - apple young trees under water stress[J]. Acta Botanica Boreali - Occidentalia Sinica,2003,23(9):1 609 - 1 613.]

[67] 柯世省. 水分胁迫下夏蜡梅光合作用的气孔和非气孔限制[J]. 浙江林业科技,2006,26(6):1 - 5. [Ke Shixing. Photosynthetic stomatal and nonstomatal limit of Calycanthus chinensis under water stress[J]. Journal of Zhejiang Forestry Science and Technology,2006,26(6):1 - 5.]

[68] 王宝山,赵思齐. 干旱对小麦幼苗膜脂过氧化及保护酶的影响[J]. 山东师范大学学报(自然科学版),1987,2(1):29 - 39. [Wang Baoshan, Zhao Siqi. Effect of drought on lipid peroxidation and defensive enzymes in the wheat seedlings[J]. Journal of Shandong Normal University (Natural Sciences Edition),1987,2(1):29 - 39.]

[69] 徐世昌,沈秀瑛. 土壤干旱下玉米叶细胞膜脂过氧化和膜磷脂脱酯化反应以及膜超微结构的变化[J]. 作物学报,1994,20(5):564 - 569. [Xu Shichang, Shen Xiuying. Changes of lipid peroxidation, reasertification of phosphatide and ultrastructure of membrane in leaf cells of Maize under soil drought condition[J]. Acta Agronomica Sinica,1994,20(5):564 - 569.]

〔70〕 Moran J F, Becana M, Iturbe – Ormaetxe I, et al. Drought induces oxidative stress in pea plants〔J〕. Planta, 1994, 194(3): 346 – 352.

An overview of stomatal and non – stomatal limitations to photosynthesis of plants

Gao Guan – Long1 * Feng Qi2 Zhang Xiao – You2 Si Jian – hua2 Yu Teng – fei2

1 *Shanxi University, Taiyuan*, 030006, *China*;

2 *Northwest Institute of Eco – Environment and Resources, CAS, Lanzhou*, 730000, *China.*

Abstract: External stresses have effects on plant growth and metabolism in a number of ways, espe$C_i$ally on photosynthesis (P_n). As P_n is an important factor? affecting productivity, the study on the mechanism of which? is still a hot issue in the field of plant physiology and ecology. P_n, however, is mainly restricted by stomatal or non – stomatal factors, has not been determined yet. This paper mainly discussed the methods for calculating the stomatal and non – stomatal limitation values (Ls and C_i (sub – stomatal CO_2 concentration)/gs (the stomatal conductance)), stomatal and non – stomatal limitations under different stresses and the effects on P_n: (1) we summarized the methods for calculating the (relative) Ls and C_i/gs values, and this can be the basis for judging the main restriction factor. (2) We classified the external stresses and summarized the achievements from the aspects of manual controlling conditions (water, salt – alkali and multi – factor stresses) and natural conditions of the previous studies. (3) We analyzed the impact ways of stomatal and non – stomatal factors on P_n. Exploring and discussing the features of the Ls and C_i/gs, values and the mechanisms of one spe$C_i$es under different growth and development stages and habitat types (hydrothermal, salty, nutrient, and? manual and natural conditions), and this will be the key trend and direction for researching.

Key words: Photosynthesis; Stomatal limitation; Non – stomatal limitation; Water stress.